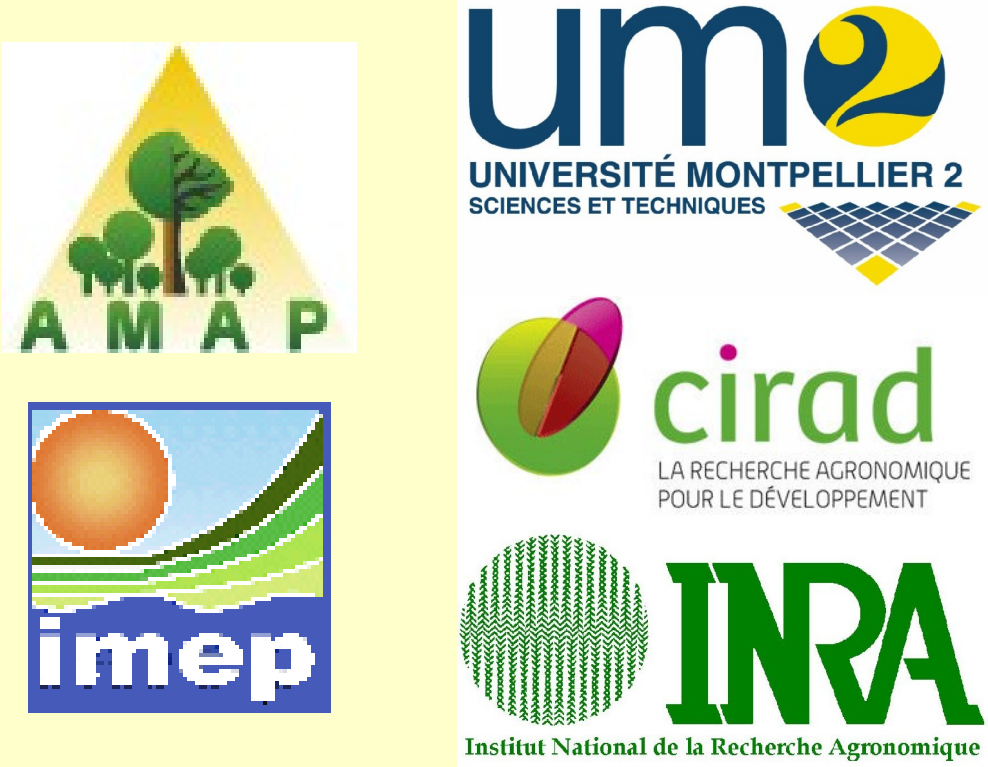


Effets de l'ombrage, de la compétition et de l'altitude sur la survie de plantules de *Abies alba* Mill. et *Fagus sylvatica* L. en limite sud de leur aire de répartition

Olivier Taugourdeau¹, Marwan Cheikh Al Bassatneh², Thierry Tatoni², Sylvie Sabatier³ et Bruno Fady⁴ (bruno.fady@avignon.inra.fr)

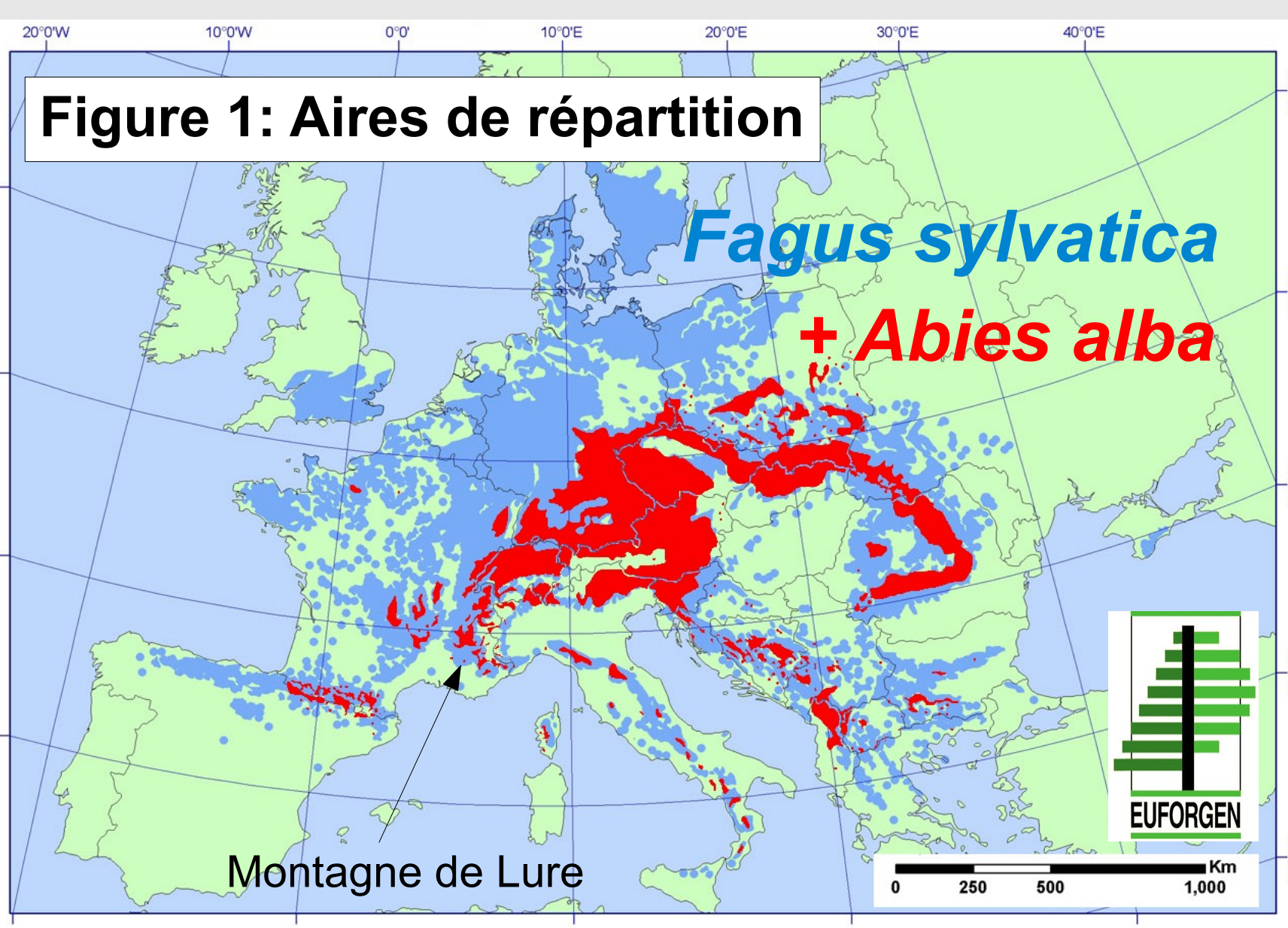
¹ Université Montpellier 2, UMR AMAP (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes), TA A-51/PS2, Bd. de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5, France. ² IMEP (Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, UMR CNRS 6116), Université Paul Cézanne d'Aix-Marseille, Europôle méditerranéen de l'Arbois, BP 80, F- 13545 Aix-en-Provence cedex 04. France. ³ CIRAD, UMR AMAP. ⁴ INRA, UR 629, Unité de Recherches Écologie des Forêts Méditerranéennes, Domaine St Paul, Site Agroparc, F-84914 Avignon cedex, France



Introduction

Actuellement, les modèles de niche (niche-based models) utilisés pour prévoir les aires de répartition futures des espèces sous changement climatique ne différencient pas niche potentielle et niche réalisée (Morin et Thuillier 2009). La niche potentielle permet d'identifier les situations favorables à l'implantation d'une espèce dans laquelle elle n'est pas présente mais également les situations qui deviendront défavorables suite à des modifications de l'environnement.

L'objectif de l'étude est de tester l'adéquation entre la niche réalisée et la niche potentielle par la mesure de la survie de plantules de sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et de hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.) le long d'un gradient altitudinal méditerranéen. Les premières années de vie des arbres sont souvent les plus critiques et déterminent la niche de l'espèce (Reich et al. 2003). Pour cela, une expérimentation *in situ* a été menée en Montagne de Lure (Alpes-de-Haute-Provence) croisant altitude, environnement lumineux et compétition. La région méditerranéenne représente actuellement la limite sud des aires de répartition (i.e. niche réalisée) de ces deux espèces (Fig 1).



Description de l'expérimentation

Trois altitudes ont été choisies le long du versant nord (carte Fig 2). Le gradient altitudinal présente un net gradient de température et, dans une moindre mesure, un gradient d'humidité. L'altitude la plus basse est en dehors de la limite actuelle de répartition des espèces (Table 1).

Pour chaque altitude, une station à découvert et une sous couvert ont été choisies et caractérisées.

| | 800m | | 1200m | | 1600m | |
|--------------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | couvert | découvert | couvert | découvert | couvert | découvert |
| Température moyenne (°C) | 17,0/ 4,6 | 17,1/3,8 | 15,3/3,0 | 15,2/1,5 | 12,6/0,4 | 13,1/0,6 |
| Humidité relative moyenne (%) | 68,8/82,1 | 68,3/84,2 | 65,9/80,5 | 68,3/91,2 | 72,2/85,6 | 71,3/92,6 |
| Ouverture de la canopée (%) | 14,4 | 87,7 | 2,6 | 46,0 | 5,7 | 95,4 |
| Présence naturelle de sapin de hêtre | non rare | | oui oui | | oui rare | |

Tableau 1: Caractérisation des stations. Les données météo ont été acquises pendant un an entre Mai 2009 et Mai 2010. Les moyennes de température et d'humidité sont faites sur 2 saisons : de Mai à Octobre / de Novembre à Avril. L'ouverture de la canopée est calculée à partir de photos hémisphériques faites en Octobre 2009.



Figure 2 : Présentation du dispositif

Trois types de caisses de même densité (290 plants par m²) ont été installés sur l'ensemble des stations : des caisses monospécifiques (sapin ou hêtre) et des caisses de mélange (photos Fig 2 et schémas à droite). Afin de prendre en compte l'hétérogénéité du milieu, trois niveaux de répétition par station ont été réalisés pour un total de 12 caisses de chaque type par station.

L'ensemble des 216 caisses (7560 plants) a été installé en Mai 2004. La mortalité a été suivie deux fois par an : avant (Mai) et après l'été (Octobre) jusqu'à fin 2008 (Fig 3).

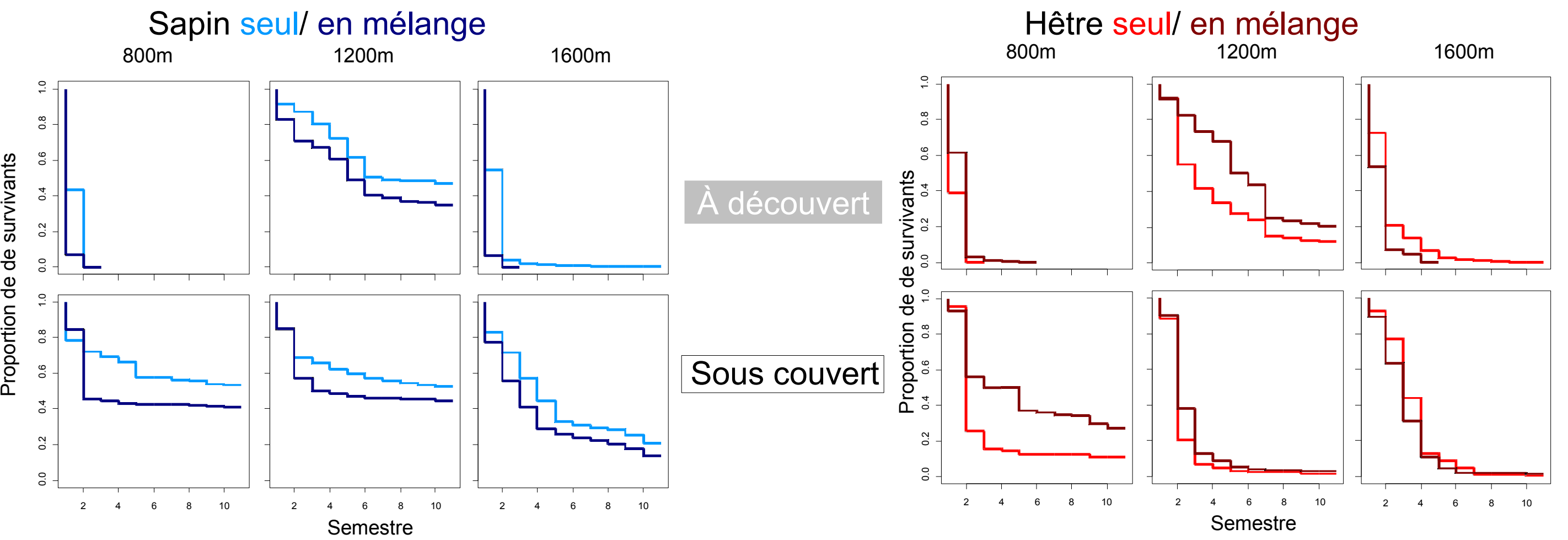


Figure 3 : Courbes de survie du sapin et du hêtre. Pour chaque modalité d'altitude et d'environnement lumineux, est présenté l'évolution du nombre de survivants en fonction du temps pour les différents types de caisses.

Méthodes

Hypothèses testées

Le sapin et le hêtre étant des espèces de fin de succession, la survie devrait être meilleure sous couvert (H1). Cela pourrait s'accompagner de compétition entre espèces sous couvert, opposée à de la facilitation à découvert (H2). Au vu la caractérisation de l'environnement lumineux (Tableau 1), la situation «à découvert» de l'altitude intermédiaire devrait se comporter différemment des autres altitudes (H3).

Sachant la répartition naturelle du sapin et du hêtre en Montagne de Lure (Tableau 1), une meilleure survie du hêtre à l'altitude intermédiaire est attendue ; tandis que, pour le sapin, une survie plus faible à l'altitude basse est attendue (H4). L'hypothèse du gradient de température (H5) pourrait expliquer cette structuration : la mortalité à haute altitude serai due au froid hivernal et, la mortalité à basse altitude, à la chaleur estivale et au stress hydrique associé.

La sélection s'exprimant tôt, une mortalité plus forte est attendue, pour la première année, suivie d'une diminution au cours du temps (H6).

Analyses

Afin de tester conjointement ces différentes hypothèses, et prendre en compte les différents effets blocs, des modèles mixtes logistiques ont été utilisés (librairie lme4 sur R 2.11). Pour l'altitude deux variables ont été codées : un effet linéaire (Alti.L) et un effet quadratique (Alti.Q). Pour le temps de suivi, quatre variables ont été codées : un effet installation, un effet premier été, un effet saison et un effet linéaire année.

| H | Effet | Sapin | | Hêtre | |
|---|---------------------|----------|--------------|----------|--------------|
| | | Estimate | P | Estimate | P |
| | (Intercept) | 2,16 | < 2e-16 *** | 0,57 | 0,01 * |
| 4 | Alti.L | -0,44 | 0,08 . | -0,24 | 0,58 |
| 4 | Alti.Q | -0,33 | 0,11 | 1,17 | 1,51e-04 *** |
| 1 | Lumière | -2,96 | < 2e-16 *** | -1,57 | 5,30e-06 *** |
| | Compét. | 0,39 | 8,33e-04 *** | -0,27 | 0,1 |
| | saison | 0,2 | 0,06 . | 0,57 | 7,65e-07 *** |
| 6 | annee | 1,54 | 9,42e-14 *** | 0,48 | 0,04 * |
| 6 | Installation | 0,26 | 0,03 * | 2,91 | < 2e-16 *** |
| 6 | 1er été | -0,8 | 1,50e-09 *** | -0,68 | 1,15e-06 *** |
| | Alti.L:Lumière | -0,17 | 0,66 | 1,68 | 0,01 * |
| 3 | Alti.Q:Lumière | -3,08 | < 2e-16 *** | -4,69 | < 2e-16 *** |
| 5 | Alti.L:saison | -0,64 | 1,80e-03 ** | -1,91 | < 2e-16 *** |
| | Alti.Q:saison | 0,6 | 7,78e-05 *** | -0,38 | 0,02 * |
| | Alti.L:annee | -0,1 | 0,79 | -1,19 | 0,01 * |
| | Alti.Q:annee | -0,6 | 0,05 . | 0,24 | 0,5 |
| | Alti.L:Installation | 1,01 | 1,09e-05 *** | -0,4 | 0,11 |
| | Alti.Q:Installation | 0,25 | 0,18 | 0,57 | 4,62e-03 ** |
| | Alti.L:1er été | 1,66 | 1,43e-10 *** | 3,17 | < 2e-16 *** |
| | Alti.Q:1er été | -0,96 | 1,25e-06 *** | 0,48 | 0,02 * |
| 2 | Lumière:Compét. | 1,16 | 5,87e-08 *** | -0,42 | 0,06 . |

Tableau 2 : Effet de l'ombrage, de la compétition et de l'altitude sur le taux de survie du sapin pectiné et du hêtre. P-value: . : P<0,1 ; * : P<0,05 ; ** : P<0,01 ; *** : P<0,001. La colonne H correspond aux hypothèses énoncées dans la partie Méthodes. Les effectifs sont de 16481 observations pour le sapin et de 11216 pour le hêtre. Les effets blocs (non présentés) sont rarement significatifs : 3 sur 18 pour le sapin et 5 sur 18 pour le hêtre.

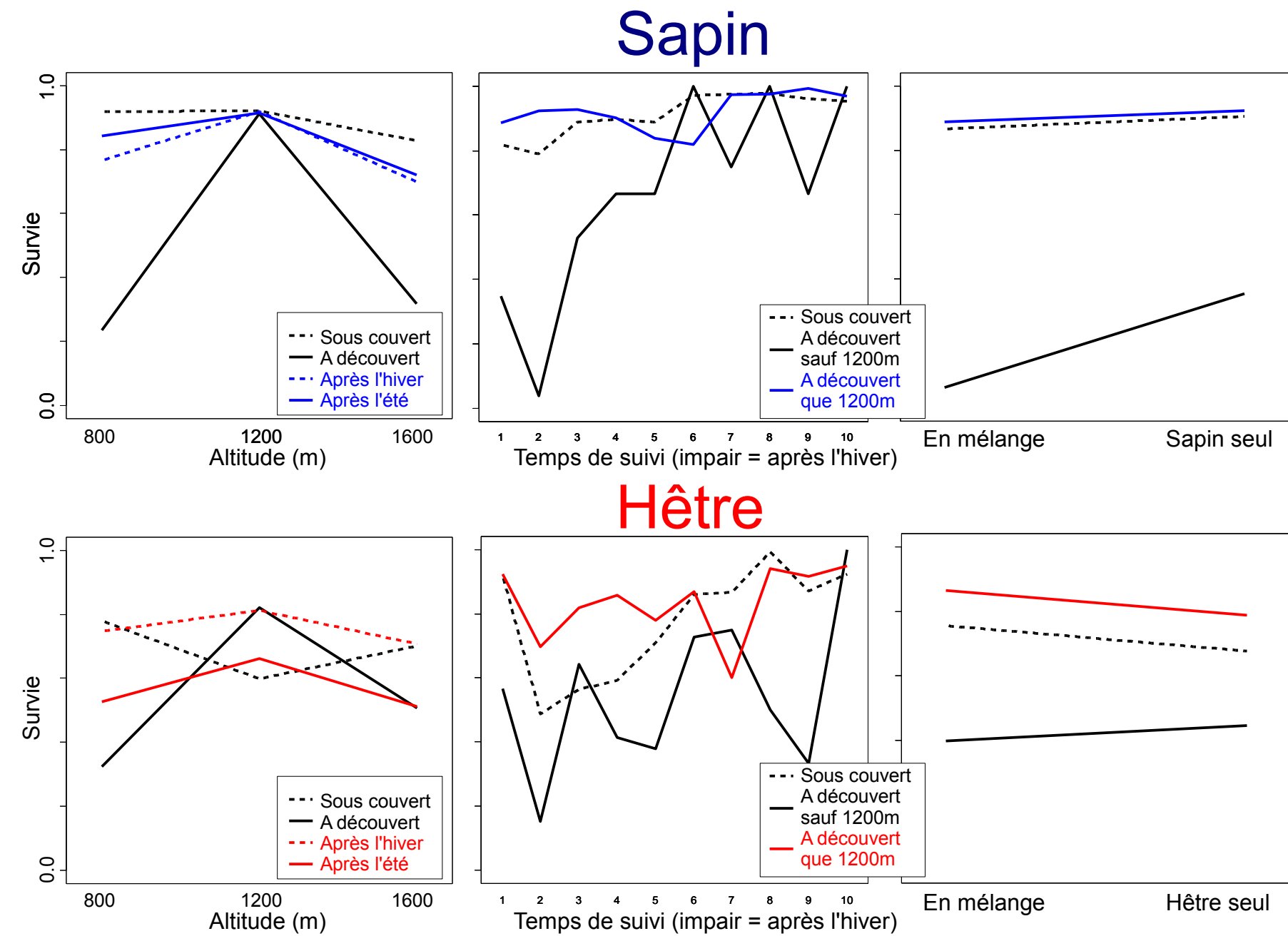


Figure 4 : Taux de survie en fonction de l'altitude, du temps, de l'environnement lumineux et du type de caisse. La station 1200m à découvert a été distinguée des autres stations à découvert, à l'exception des graphiques de gauche, à cause de son comportement atypique. NB : au delà du temps de suivi n°3, le nombre de survivants à découvert (sauf 1200 m) est quasi nul (Fig 3).

Interprétations (Tableau 2 et Figure 4)

Effet lumière et mélange

La survie est globalement meilleure sous couvert (H1 validée), y compris sous couvert partiel comme c'est le cas à 1200m : H3 validée. En milieu ouvert, la mortalité n'est pas plus faible en mélange qu'en situation monospécifique (rejet de H2).

Effet altitude et saisonnalité

Les plantules de hêtre et de sapin installés sous couvert à 800m survivent au moins aussi bien qu'aux autres altitudes (rejet de H4). À 800m, le sapin meurt plus en hiver qu'en été, alors que les deux saisons sont comparables à 1600m (rejet de H5 pour le sapin). Le hêtre semble avoir une mortalité estivale plus forte à 800m qu'à 1600m mais rien de visible pour la mortalité hivernale (H5 partiellement validée pour le hêtre). La mortalité est très forte durant le premier été puis elle diminue au cours du temps : H6 validée.

Discussion

L'effet positif du couvert sur la survie est clairement mis en évidence : il y a facilitation des arbres adultes sur les plantules, mais absence de facilitation voire compétition entre plantules de sapin et plantules de hêtre.

La limite basse de la répartition du sapin et du hêtre en Montagne de Lure ne correspond pas à une limite de leur potentialité de régénération. Chez ces deux espèces, niche réalisée et niche potentielle ne sont clairement pas superposables.

Même si cette expérimentation ne s'est intéressé qu'au stade de recrutement, la capacité de ces deux espèces à se régénérer hors de leur niche réalisée devrait être prise en compte pour affiner la modélisation de la contraction de leur aire potentielle en France sous hypothèse de changement climatique.

Références

Morin, X, et W Thuillier. 2009. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change. *ECOLOGY* 90, n° 5: 1301-1313.
Reich, PB, IJ Wright, J Cavender-Bares, JM Craine, J Oleksyn, M Westoby, et MB Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PLANT SCIENCES* 164, n° 3: S143-S164.